Vestnik zoologii, **44**(5): 445–454, 2010

UDC 599.742.4:591.525

PHÄNETISCHE ANALYSE DER INNENARTVERÄNDERLICHKEIT DES ZOBELS, *MARTES ZIBELLINA* (MAMMALIA, CARNIVORA), NACH DEM KOMPLEX VON NONMETRISCHEN SCHÄDELSMERKMALEN

V. Monakhov, M. Ranyuk

Institut für Ökologie von Pflanzen und Tieren der Uraler Filiale
der Russischen Akademie der Wissenschaften
8. Marta Str. 202, Jekaterinburg, 620144 Russland
E-mail: mon@ipae.uran.ru

Erhalten 20 März 2009
Wurde 2 Dezember 2009

Phenetic Analysis of Intraspecific Variability in Sable, *Martes zibellina* (Mammalia, Carnivora), by Complex of Nonmetric Skull Traits. Monakhov V., Ranyuk M. — The series of nonmetric cranial characters proposed for revealing the intraspecific differentiation in sable is considered. Studied treats have 0–69% of variability however the main share of significant differences provided by those with variability more than 20% were appeared. Our tests confirm existence of intraspecific divergence between sable populations (and age/sex intrapopulational groups) which were found by other morphologic characters earlier. We propose to use that series of nonmetrical treats for diagnostic descriptions and population structure probing.

Key words: sable, *Martes zibellina*, Russia, monitoring of populations, craniologic nonmetric traits, population structure.

Фенетический анализ внутривидовой изменчивости соболя, *Martes zibellina* (Mammalia, Carnivora), по комплексу неметрических признаков черепа. Монахов В., Ранюк М. — По методике, разработанной на примере соболя (*Martes zibellina*, Linnaeus, 1758) с целью выявления дифференциации популяционных группировок у видов рода *Martes*, предложено использовать 24 неметрических краниологических признака. Изученные признаки имели различный размах варьирования (0–69%), однако наибольшее число статистически значимых разностей дали фены с варьированием свыше 20%. Проведенные тестовые сравнения подтвердили наличие географической дифференциации популяционных группировок соболей, выявленной ранее по другим морфологическим признакам (размерам и окраске), а также дивергенции внутрипопуляционных групп, выделенных по полу и возрасту. Предложенный набор признаков правомерно использовать при мониторинге популяционной и внутривидовой структуры, в морфологических и таксономических описаниях.

Ключевые слова: соболь, *Martes zibellina*, Россия, мониторинг популяций, краниологические неметрические признаки, популяционная структура.

Die vorhandenen Methoden und das reiche Material der Populationsphänetik (Yablokov, Larina, 1985; Populationsphänetik, 1997; Vasiliev et al., 1999; Ansorge, 2001; Vasiliev, 2005) ermöglichen schon in den nächsten Jahren das ökologisch-phänetische Monitoring der Populationen einer Reihe gewerblicher Tiere — eine relativ neue Richtung der gewerblichen Teriologie zu bilden. Diese methodische Einstellung gestattet Skrinning der Dynamik der morphogenetischen Prozesse in den Populationen durchzuführen. Die Suche nach den wichtigsten Gesetzmäßigkeiten der Populationsumwandlung, die in der morphologischen Divergenz, in der phänotypischen Vielseitigkeit Ausdruck findet (Yablokov, 1987), kann für die Populations- und Evolutionsbiologie, für die Innenartsystematik von fundamentaler Bedeutung sein und bei der Bestimmung der Strategie des Schutzes und der Ausbeutung von Zobelressourcen eine praktische Bedeutung haben.

Bei den Untersuchungen der Populationsstruktur der im gewerblichen Sinne wichtigen Art des Zobels, die über ein halbes Jahrhundert durchgeführt werden, nehmen die phänetischen Methoden einen geringen Anteil ein und werden hauptsächlich bei der Charakteristik der Fellfärbung angewandt. Die Herausstellung der innenartigen Differenzierung und die Bestimmung der Populationsstruktur der Art (Alters- und Geschlechts-

zusammensetzung) sind aber eng mit einander verbunden, denn mittels der Vereinigung solcher Untersuchungen kann man zur Offenbarung der Besonderheiten und Gesetzmäßigkeiten des Mikroevolutionsprozesses kommen. (Baranov, 1982; Zakharov, 1982) Solche tiefen Untersuchungen der Gattung *Martes* insgesamt können auch eine Vorstellung über die Wege der Bildung der Areale, auch über die Wege der Anpassung der Tiere im Prozess der Artradiation vermitteln.

Bei den demographischen und taxonomischen Beschreibungen der Arten der Gattung *Martes* wurden die populations-phänetischen kraniologischen Methoden bis zum Ende des 20. Jahrhunderts praktisch nicht angewandt. Was den Zobel anbetrifft, so kann hier nur ein Beispiel angeführt werden, und nämlich die Erwähnung über das Auffinden der zusätzlichen Öffnungen „neben den Schädelkondylen" von V. N. Pavlinin (1963), der 232 Schädel untersucht hat, auf 23 davon war nur eine und auf 13 waren zwei Öffnungen. Am Beispiel einer anderen Art aus der Martes-Gattung — des Baumarders — sind die Arbeiten von N. N. Grakov (1972) und H. Ansorge (1992) bekannt, die eine Reihe der qualitativen kraniologischen Merkmale untersucht hatten.

Mit den phänetischen kraniologischen Untersuchungen der Arten der Martes-Gattung in Russland — ausschließlich am Beispiel des Zobels — wurde erst Anfang neuen Jahrtausends wieder begonnen (Monakhov, Truschin, 2000; Monakhov, 2001; Dubinin, 2001; Dubinin, Valentsev, 2003; Krasnopjorova et al., 2001; Monakhov, Ranyuk, 2002; Ranyuk, Monakhov, 2003).

Für Aufgabe der Untersuchung und der durchgeführten Vergleiche halten wir die Ausarbeitung des phänetischen Schlüssels für die Findung (zusammen mit anderen Merkmalen) der divergenten Unterschiede nach dem Komplex von morphologischen Eigenschaften der Tiere (beispielsweise für die Bestätigung der Populationsselbständigkeit, des Innenartstatus) von zu untersuchenden Tiergesamtheiten.

Material und Methoden

Die Suche und Beschreibung der nonmetrischen kraniologischen Merkmale — ein obligatorischer und relativ schwerer Teil der phänetischen Untersuchungen — sind in großem Maße durch das Vorhandensein der

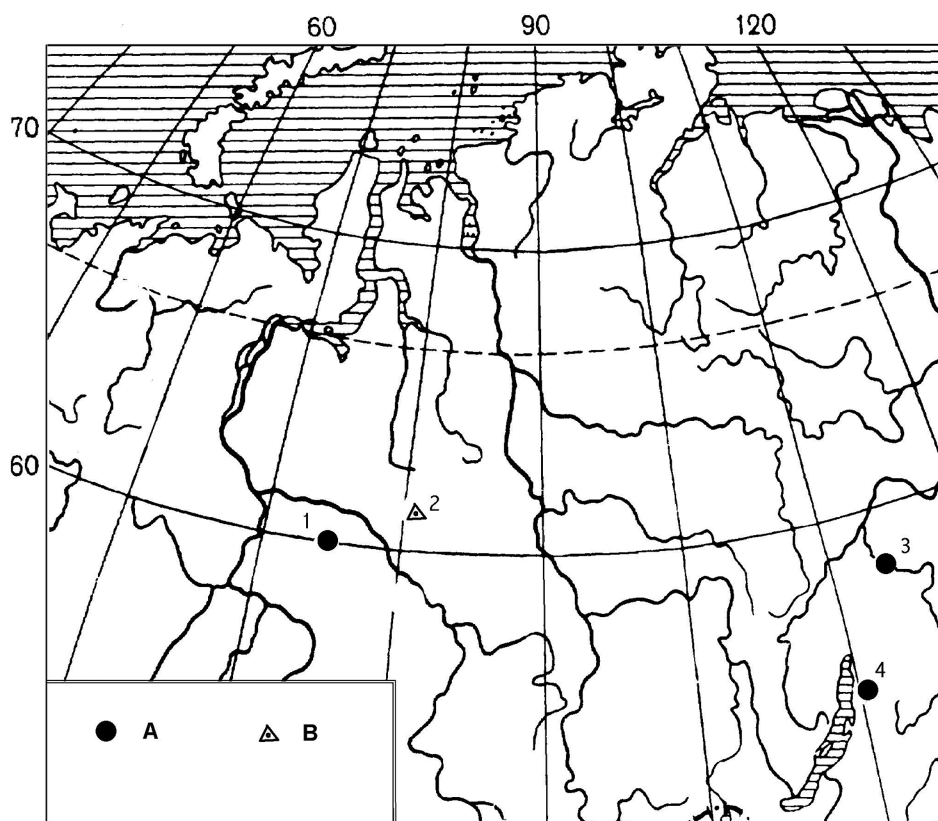


Abb. 1. Karte mit der geographischen Herkunft der kraniometrischen Stichproben (A), (B) — Population der Introduzenten. 1 — Jugan; 2 — Vach; 3 — Vitim; 4 — Bargusin.

Рис. 1. Географическое расположение мест сбора материала (A) и популяция интродуцентов (B). 1 — Юган; 2 — Вах; 3 — Витим; 4 — Баргузин.

gründlichen Beschreibungen an Beispielen anderer Arten der Säugetiere erleichtert worden (Nozdrachev, 1983; Vasiliev, 1982; Vasiliev et al., 1999; Gluschkova, Korabljov, 1997; Zakharov et al., 1997). Aber wie Literaturanalyse und praktische Arbeit gezeigt haben, hat jede Art eine Gruppe von spezifischen Merkmalen, die bei den anderen Säugetieren nicht eigetroffen werden oder solche Merkmale früher noch nicht gefunden wurden. Solche Merkmale sollten genannt und neu beschrieben werden. Für die meisten Merkmale wurden relativ exakte Definitionen in zwei Literaturquellen gefunden (Gluschkova, Korabljov, 1997; Monakhov, Truschin, 2000). Ein Teil der Benennungen der Merkmale und ihre Beschreibungen wurden präzisiert, erarbeitet und teilhaft geändert.

Es sind 332 Exemplare von Zobelschädeln aus der in den Jahren 1978–1990 von V. G. Monakhov gesammelten Sammlung untersucht — 125 Tiere (darunter 61 Männchen) aus dem Flußbecken Vach, 133 (68 Männchen) aus dem Flußbecken Jugan, auch 39 (19) Tierchen aus dem Flußbecken Vitim und 36 (19) Stück von dem Bargusinischen Gebirgskamm, die in den 80-er Jahren entsprechend von Ju. M. Baranovsky und E. M. Tschernikin gesammelt worden waren. Die Naturräume, in olenen das Material gesammelt wurde, sind aus der Abbildung 1 ersichtlich. Bei der Tierklassifikation wurde von uns Binokular MBS–2 verwendet. Das Zobelalter wurde nach den Jahresschichten im Wurzelzement des Caninus ermittelt (Klevezal, Kleinenberg, 1967).

Die Zifferangaben haben wir mit den Standardmethoden der Variationsstatistik mittels der Programmmittel „Statistica 5.5“ (Statsoft) und Microsoft Exel bearbeitet. Für die Expressbewertung der Unterschiede haben wir χ^2-Kriterium benutzt. Für die Bewertung des Beitrages aller Merkmale wurde von uns das Kennziffer des Maßes der phänetischen Distanz (MMD; Hartman, 1980) angewandt. Bei der Klassifikation der Stichproben wurde die Clusteranalyse verwendet.

Ergebnisse und Diskussion

In der Tabelle 1 führen wir die Liste der nonmetrischen Schädelmerkmale des Zobels an, die für die phänetischen Beschreibungen verschiedener innenartiger Gruppierungen angewandt werden können.

Die meisten Merkmale sind bilateral, und sie wurden für jede Seite des Schädels gezählt, was die Anwendung der Methode der fluktuierenden Asymmetrie ermöglicht (Zakharov, 1982, 1987). Die Merkmale 3, 6 und 14 sind medial (sind die Schädelsym-

Tabelle 1. Beschreibung der untersuchten nonmetrischen Merkmale des Zobels
Таблица 1. Описание изученных неметрических признаков соболя

N	Benennung des Merkmals	Varianten der Offenbarung
1	*Absentia* P^1	+/–
2	*Foraminis maxillare I ad* P^1	0÷3
3	*Foraminis additionale ante foraminum incisivum*	1÷2+
4	*Foraminis additionale pone foraminum incisivum*	0÷2+
5	*Foraminis sites medius* M^1	0÷2+
6	*Processus excisurae palatinae posterior*	+/–
7	*Foraminis additionale ad foraminum ovale*)	0÷2+
8	*Foramina additionale stylomastoideum accessorium*	1–2
9	*Foramina ethmoidale unum*)	1-var.
10	*Foraminis ethmoidale duo*)	2-var.
11	*Foramina in fossa condyloidei* (*inferior*)	0–1
12	*Foraminis ossis temporalis fasiem horizontalis*)	0÷2+
13	*Foraminis crista occipitalis ad partis medii*	0÷2+
14	*Foramina in protuberantia occipitalis*	0÷2+
15	*Foraminis in fossa condyloidei* (*superior*)	0÷2+
16	*Foraminis supraorbitalis*	0÷2+
17	*Foraminis ossis frontalis pone processus zygomaticus*	0÷2+
18	*Foramina mentalium anterior*	1÷2+
19	*Foramina mentalium incissivum*	1÷2+
20	*Foraminis pseudomentale ad* P_1	1÷2+
21	*Foramina in fossa masseterica ad* M_2	0÷2+
22	*Foraminis in fossa masseterica ad processus condyloideus*	0÷2+
23	*Situs partis nasalis cristae coronoideae ad* M_1	1÷3 (>, =, <)
24	*Absentia* P_1	+/–

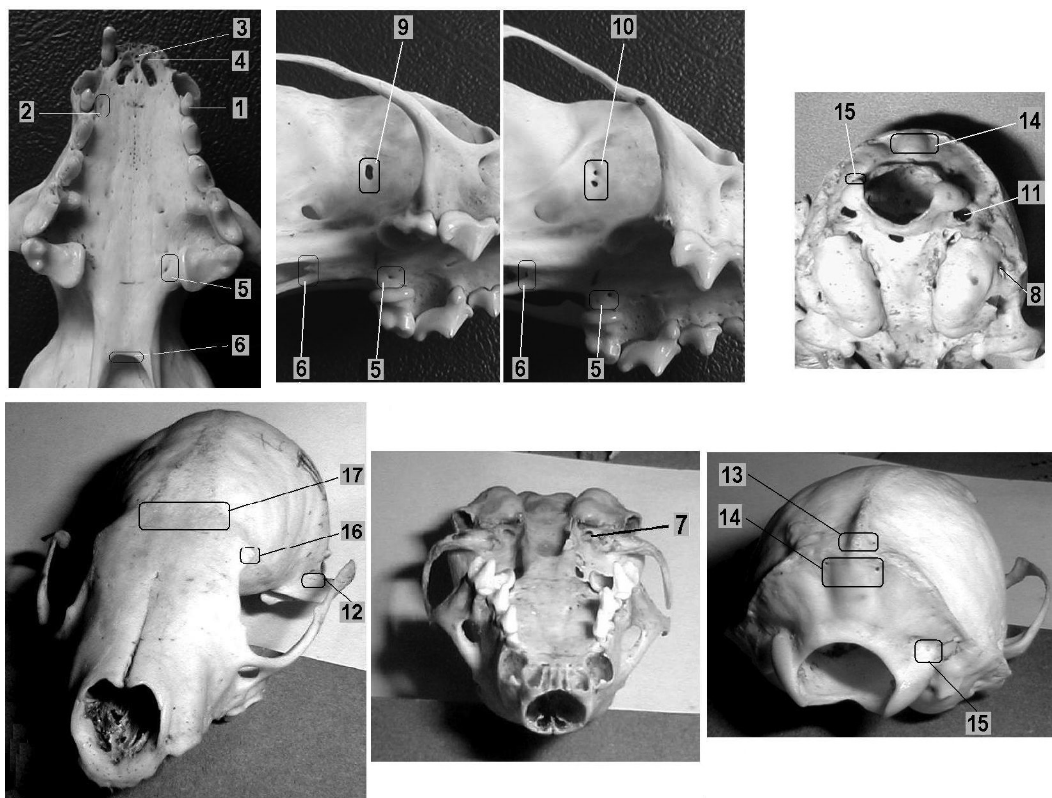


Abb. 2. Lokalisation der nonmetrischen Merkmale am Zobelschädel.

Рис. 2. Локализация неметрических признаков на черепе соболя.

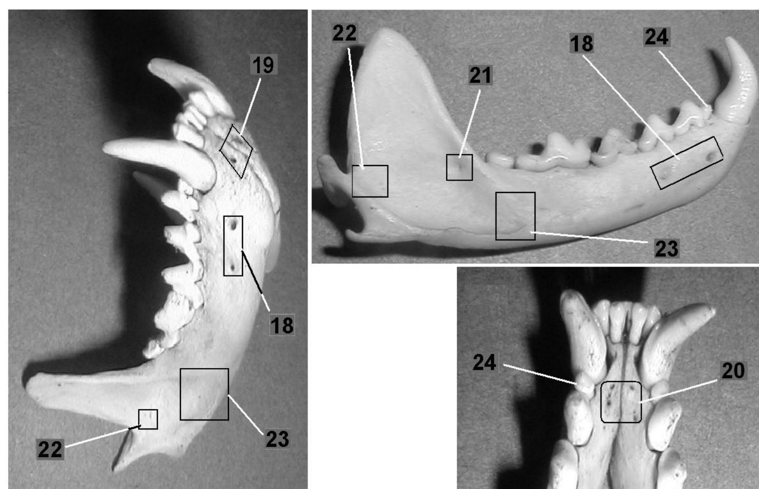


Abb. 3. Lokalisation der nonmetrischen Merkmale am Zobelmandibel.

Рис. 3. Локализация неметрических признаков на нижней челюсти соболя.

metrieachse entlang gelegen). Die Lokalisation der Merkmale am Zobelschädel ist auf den Abbildungen 2–3 gezeigt.

Für die Offenbarung der Intergruppenunterschiede wurden die Häufigkeiten der am meisten verbreiteten Variationen (der Phänen, Morphen) der kraniologischen Merkmale in Prozent angewandt.

Tabelle 2. Frequenzen der nonmetrischen Merkmale für 2 Populationsgruppierungen der Priobje-Zobel (%)
Таблица 2. Частоты неметрических признаков черепа в двух популяционных группировках соболя Приобья (%)

Merkmal	Varianten der Offenbarung	Vach (♂)		Vach (♀)		Jugan (♂)		Jugan (♀)		Schwankungsweite	Anzahl von bedeutsamen Differenzen* (ZP/ZG)
		juv.	ad.	juv.	ad.	juv.	ad.	juv.	ad.		
1	(-)	0,0	3,3	2,9	6,7	1,4	1,6	3,6	5,4	6,7	
2	(0)	29,0	26,7	30,9	28,3	14,9	19,4	25,0	13,5	17,4	
3	(1)	6,5	3,3	5,9	0,0	2,7	3,2	0,0	0,0	6,5	
4	(0)	27,4	36,7	36,8	50,0	17,6	32,3	39,3	39,2	32,4	0/1
5	(1)	17,7	8,3	22,1	15,0	5,4	3,2	5,4	16,2	18,8	2/3
6	(-)	0,0	0,0	0,0	3,3	2,7	6,5	7,1	2,7	7,1	
7	(0)	12,9	20,0	17,6	13,3	10,8	12,9	3,6	12,2	16,4	1/0
8	(1)	61,3	60,0	35,3	53,3	55,4	38,7	51,8	50,0	26,0	0/1
9	(1)	24,2	31,7	39,7	35,0	17,6	24,2	37,5	21,6	22,1	0/1
10	(2)	38,7	33,3	25,0	30,0	43,2	43,5	26,8	36,5	18,5	
11	(1)	17,7	23,3	38,2	50,0	20,3	19,4	14,3	27,0	35,7	2/2
12	(1)	25,8	13,3	20,6	26,7	32,4	17,7	23,2	20,3	19,1	
13	(0)	67,7	16,7	83,8	36,7	67,6	29,0	85,7	59,5	69,0	0/5
14	(1)	4,8	5,0	8,8	6,7	9,5	3,2	10,7	8,1	7,5	
15	(1)	22,6	16,7	26,5	46,7	18,9	16,1	14,3	29,7	32,4	0/1
16	(0)	8,1	8,3	4,4	26,7	4,1	0,0	3,6	10,8	26,7	2/3
17	(1)	38,7	31,7	38,2	56,7	35,1	33,9	41,1	47,3	25,0	0/1
18	(2)	59,7	63,3	50,0	58,3	68,9	66,1	55,4	68,9	18,9	
19	(1)	19,4	23,3	20,6	25,0	23,0	21,0	28,6	17,6	11,0	
20	(2)	48,4	38,3	50,0	48,3	44,6	41,9	50,0	41,9	11,7	
21	(1)	74,2	65,0	75,0	80,0	79,7	74,2	75,0	73,0	15,0	
22	(1)	32,3	25,0	33,8	25,0	41,9	32,3	33,9	40,5	16,9	
23	(1)	56,5	31,7	39,7	15,0	74,3	53,2	44,6	36,5	59,3	1/3
24	(-)	0,0	18,3	7,4	16,7	2,7	19,4	1,8	24,3	24,3	0/4

* Nach dem χ^2-Kriterium. ZP — zwischen Populationen (geographisch); ZG — zwischen Gruppen (nach Alter und Geschlecht).

Nach der Bearbeitung des kraniologischen Materials wurden die am häufigsten vorkommenden Variationen des Merkmals (des Morphen) herausgestellt; die Häufigkeiten ihres Vorkommens sind in der Tabelle 2 für das Flußbecken Ob und in der Tabelle 3 für die Baikalgebietgruppierungen angegeben. Die Häufigkeit einer alternativen Variante oder die Häufigkeit der übrigen Variationen, wenn es mehr als eine gab, wurden in den Tabellen nicht angeführt.

Für das Material aus dem FluЯbecken Ob hatten wir die Möglichkeit nicht nur die Interpopulationsteste durchzuführen, sondern auch das Vorkommen der Phänen in den Altersgruppen (bei den Jungtieren und Erwachsenen) und in den Geschlechtsgruppen zu vergleichen. Es hat sich erwiesen, dass die Interpopulationsunterschiede nach dem χ^2 — Kriterium bei den Weibchen deutlicher als die bei den Männchen ausgedrückt sind (die Fälle der statistisch gesicherten Unterschiede sind entsprechend 6 und 2).

Die statistisch gesicherten Altersunterschiede sind nach den Merkmalen 13, 16, 23, 24 offenbart. Die Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen haben die Merkmale 4, 8, 9, 11, 13, 15—17, 23, 24 aufgewiesen.

Dabei offenbarten sich die Altersunterschiede im „Ob-Zweig“ von Dendogramm der Clusteranalyse der phänetischen Distanzen neben den geographischen — und Geschlechtsunterschieden (Abb. 4).

Die Variationsbreite der Phänenfrequenz ist unterschiedlich (Tab. 2). Am mindesten (bis 20%) war sie bei den Merkmalen 1—3, 5—7, 14, 18—22. Die Merkmale 13 und 23 hat-

Tabelle 3. Frequenzen der nonmetrischen Merkmale für 2 Populationsgruppierungen der Pribaikalje-Zobel (adultus, %)

Таблица 3. Частоты неметрических признаков черепа в двух популяционных группировках соболя Прибайкалья (adultus, %)

Merkmal	Bargusinischer Gebirgsgrat		Flußbecken des Vitim		Schwankungsweite	Anzahl von bedeutsamen Differenzen nach dem χ^2-Kriterium (ZP/ZG)*
	♂	♀	♂	♀		
1	0,0	0,0	0,0	0,0		
2	21,1	12,5	57,9	47,5	45,4	5/0
3	0,0	0,0	5,3	0,0	5,3	
4	36,8	40,6	26,3	40,0	14,3	
5	18,4	12,5	13,2	17,5	5,9	1/0
6	10,5	12,5	0,0	0,0	12,5	
7	26,3	34,4	13,2	20,0	21,2	2/0
8	60,5	37,5	36,8	45,0	23,7	
9	52,6	59,4	50,0	65,0	15,0	5/0
10	34,2	25,0	31,6	30,0	9,2	
11	23,7	75,0	42,1	62,5	51,3	3/1
12	15,8	18,8	21,1	22,5	6,7	1/0
13	36,8	59,4	36,8	42,5	22,5	2/0
14	21,1	25,0	15,8	25,0	9,2	
15	44,7	43,8	36,8	45,0	8,2	5/0
16	18,4	12,5	34,2	60,0	47,5	6/0
17	42,1	46,9	60,5	25,0	35,5	3/1

ZP — zwischen Populationen (geographisch); ZG — zwischen Gruppen (nach Geschlecht).
* Unter Berücksichtigung aller 4 Populationsgruppierungen (Tab. 2).

Tabelle 4. Ergebnisse der Vergleiche der nonmetrischen Merkmale

Таблица 4. Результаты сравнений неметрических признаков

Populationen, Gruppen	Interpopulationsteste (MMD)		Werte S_{MMD}	
	♂	♀	♂	♀
Jugan — Vach				
juvenis	0,000*	0,025	0,002	0,003
adultus	0,033	0,027	0,003	0,003
Jugan — Bargusin				
adultus	0,138	0,148	0,004	0,004
Jugan — Vitim				
adultus	0,185	0,230	0,004	0,003
Vach — Bargusin				
adultus	0,046	0,081	0,004	0,004
Vach — Vitim				
adultus	0,106	0,084	0,003	0,003
Vitim — Bargusin				
adultus	0,018	0,020	0,004	0,005

Anmerkung. Alle MMD-Werte sind statistisch gesichert ($p < 0,05$).
Die Ausnahme ist mit dem Zeichen * vermekt.

ten die Frequenzschwankungen über 50%. Die üblichen Merkmale hatten die Variationsbreite von 20 bis 40%. Eben solche Phänen (mit der Variierung über 20%) gaben 87% der statistisch gesicherten Differenzen von ihrer Gesamtanzahl im Material aus dem Flußbecken Ob.

In 2 Serien aus dem Baikalgebiet wurden die Merkmale 1–17 (Tab. 3) betrachtet, denn in der Sammlung fehlten die Unterkiefer. Es waren die Schädel von nur erwachsenen Tieren (älter als 1 Jahr).

Hier sind die Intergeschlechtsunterschiede nach dem χ^2-Kriterium nur nach 2 Merkmalen offenbart: bei den Bargusinischen Tieren nach dem 11. Merkmal, bei den Vitim-Tieren — nach dem 17. ($p < 0,05$). Bedeutsame Unterschiede zwischen den Serien

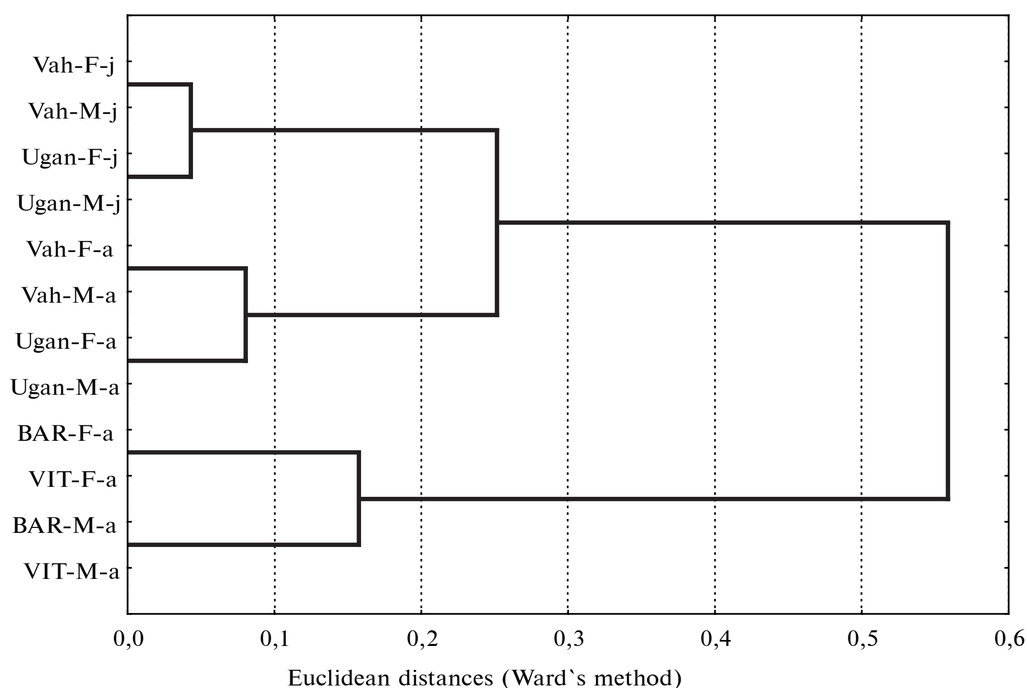


Abb. 4. Clusteranalyse der Matrize von phänetischen Distanzen der untersuchten Serien. Anmerkung: M — ♂, F — ♀, a — adultus, j — juvenis.

Рис. 4. Кластерный анализ матрицы фенетических дистанций изученных выборок. Обозначения: M — самцы, F — самки, a — взрослые, j — сеголетки.

Tabelle 5. Ergebnisse der Vergleiche der nonmetrischen Merkmale der Alters- und Geschlechtsgruppen für 2 Populationen der Zobel von Ob-Gebiet (MMD)

Таблица 5. Результаты сравнений неметрических признаков возрастных и половых групп двух популяций соболя Приобья (MMD)

Populationen, Gruppen	Interpopulationsteste		
	♀ juv.	♀ ad.	♂ juv.
Vach			
♀ ad.	0,087	—	—
♂ juv.	0,191	0,068	—
♂ ad.	0,137	0,449	0,062
Jugan			
♀ ad.	0,037	—	—
♂ juv.	0,270	0,012	—
♂ ad.	0,095	0,390	0,040
Bargusin			
♂ ad.	—	0,040	—
Vitim			
♂ ad.	—	0,021	—

Anmerkung. Alle MMD-Werte sind statistisch gesichert ($p < 0,05$).

sind nach dem 2. Merkmal (für beide Geschlechter) und nach dem 16. Merkmal für die Weibchen herausgestellt.

Am variiertesten (Schwinkungsweite über 20%, Tab. 3) erwiesen sich im Baikalgebiet die Merkmale 7, 8, 13, 17, und die Merkmale 2, 11 und 16 hatten die Variierungsweite über 40%. Gerade die Phänen dieser Merkmale gaben die größte Anzahl — 63,6% der statistisch gesicherten Differenzen (21 aus 33) bei der Durchführung der Interpopulationsteste an dem ganzen untersuchten Material.

Die Anwendung der Methode der phänetischen Distanzen (MMD nach Hartman, 1980; Abb. 4, Tab. 4, 5) zeigte, dass sich sowohl die geographischen als auch die Innenpopulationsgruppen deutlich (statistisch gesichert) von einander unterscheiden. Die größten Distanzen wurden zwischen den Tierchen von Jugan und Baikalgebiet (0,138–0,230; Tab. 4), die mittleren Distanzen MMD — zwischen den Tierchen des Flusses Vach und des Baikalgebiets (0,046–0,106), die Mindestdistanzen — zwischen den territorial nahen Gruppierungspaaren (0,025–0,033, Tab. 4) herausgestellt.

Die Innenpopulationsteste (Tab. 5) haben die größten phänetischen Distanzen zwischen den Männchen und Weibchen (das Geschlechtsdimorphismus) in den Ob-Populationen herausgestellt, sowohl bei den Erwachsenen (0,390–0,490) als auch bei den Jungtieren (0,191–0,270). Die ähnlichen Vergleiche der Tiere aus dem Baikalgebiet gaben die minderen Werte (0,021–0,040). Die Unterschiede zwischen den Phänenfrequenzen bei den Jungtieren und den Erwachsenen sind auch wesentlich (0,037–0,087).

Es sind also mehrere Vergleiche der Phänogestalt der Tiere von vier Populationsgruppierungen durchgeführt, die unterschiedliche Herkunft haben. Die zwei Baikalgruppierungen haben eine relativ nahe Phänogestalt und eine ähnliche Philogenese, was früher nach den SchädelgröЯen und der Fellfärbung herausgestellt wurde (G. Monakhov, 1976; G. Monakhov et al., 1982; Monakhov, 1995, 2000). Nach den Ergebnissen der Untersuchung der kraniologischen Phänen wurden sie auch in einen Cluster ausgesondert (Abb. 4).

Die Gruppierung des FluЯbeckens Jugan stellt die typischen Tobolskzobel dar, die große Abmessungen und eine sehr helle Fellfärbung haben, indem die Zobel des Fluß beckens von Vach die Nachkommen von Baikalintroduzenten sind, die hierher in den 1950-er Jahren umgesiedelt wurden und die die Zwischenparameter der GröЯen und der Fällfärbung zwischen den autochthonen Ob- und Baikalautochtonen haben (Monakhov, 1976; Monakhov, 1995, 2000).

In unseren Vergleichen erwiesen sich aber die Tierchen aus dem Flußbecken Vach nach dem Komplex der Phäne näher den Autochthonen von Jugan, als den Donorpopulationen des Baikalgebiets (Tab. 4, Abb. 4). Das kann man als Beispiel der Konvergenz zwischen den Akklimatisanten und Autochtonen auslegen. Die Bildung der neuen Formen erfolgte im Laufe von 35–40 Jahren (12–15 Generationen). Die innenartigen Formen, sogar des Unterartranges (für solche kann man autochthone Populationen des Baikalgebiets halten) sind fähig, bei der Reakklimatisation unter neuen Bedingungen auf den neuen Territorien, wo die autochthone Unterart verschwunden ist, die konvergente Annäherung in Richtung ihres Phänotyps zu zeigen.

Das Hauptergebnis der Arbeit ist die Bestätigung der Möglichkeit der Anwendung des Komplexes der untersuchten kraniologischen Merkmale (Tab. 1) für die Feststellung der Divergenz zwischen den Gruppierungen verschiedenen Innenartranges bei dem Zobel und wahrscheinlich bei anderen Arten der Gattung *Martes* als einer selbständigen Gruppe von Merkmalen.

Mittels der Testvergleiche nach den kraniologischen nonmetrischen Merkmalen findet ihnre Bestätigung die Innenartdifferenz der Geschlechts-, Alters- und Lokalzobelgruppierungen, die früher nach anderen morphologischen Merkmalen offenbart wurde.

Die Arbeit ist mit der Unterstützung von RFBR erfüllt (Projekte 07–04–96105 und 07–05–00298).

Ansorge H. Craniometric variation and nonmetric skull divergence between populations of the Pine marten // Abh. Ber. Naturkundemus. Gorlitz. — 1992. — **66**, N 7. — S. 9–24.

Ansorge H. Assesing non-metric skeleton characters as a morphological tool // Zoology. — 2001. — **104**. — P. 268–277.

Baranov A. S. Phenogeography and reconstruction of species history // Population phenetics. Moscow : Nauka, 1982. — P. 201–213. — Russian : *Баранов А. С.* Феногеография и реконструкция истории вида // Фенетика популяций.

Dubinin E. A. Phänetisch-morphologische Einstellung zur Untersuchung der Populationsstruktur des Zobels // Rationale Ausnutzung der Zobelressourcen in Russland. — Krasnojarsk : Universität Verl., 2001. — S. 95–98. — Russian : *Дубинин Е. А.* Фенетико-морфологический подход к изучению популяционной структуры соболя // Рациональное использование ресурсов соболя в России.

Dubinin E. A., Valentsev A. S. On the Population Structure of the Kamchatka Sable // Russian J. of Ecology. — 2003. — **34**, N 5. — P. 344–349.

Hartman S. E. Geographic variation analysis of Dipodomus ordii using nonmetric cranial traits // J. Mamm. — 1980. — **61**, N 3. — P. 436–448.

Gluschkowa Ju., Korabljow P. Katalog der wichtigsten nonmetrischen Variationen der kraniologischen Merkmale der Säugetiere. Nerz // Populationsphenetik. — Moskau : Nauka, 1997. — S. 209–220. — Russian : *Глушкова Ю., Кораблев П. Н.* Каталог основных неметрических вариаций краниологических признаков млекопитающих. Норка европейская // Популяционная фенетика.

Grakov N. N. Epigenetische Besoderheiten der Innerartgruppierungen von Baummarder // Ökologie. — 1972. — N 2. — S. 12–17. — Russian : *Граков Н. Н.* Эпигенетические особенности внутривидовых группировок лесной куницы // Экология.

Klevesal G. A., Kleinenberg S. E. Bestimmung des Alters der Säugetiere nach den Schichtsstrukturen der Zahne und Knochen. — Moskau : Nauka, 1967. — 144 S. — Russian : *Клевезаль Г. А., Клейненберг С. С.* Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости.

Krasnopjorova N. L., Sokolov G. A., Cherkashin V. P. Phänetische Charakteristik des Zobelschädels der Sajansker Unterart // Rationale Ausnutzung der Zobelressourcen in Russland. — Krasnojarsk : Universität Verl., 2001. — S. 114–117. — Russian : *Красноперова Н. Л., Соколов Г. А., Черкашин В. П.* Фенотипическая характеристика черепа соболя саянского подвида // Рациональное использование ресурсов соболя в России.

Monakhov G. I. Geographische Veränderlichkeit und taxonomische Struktur des Zobels von der UdSSR-Fauna // Beitr. des allrussischen wissenschaftlichen Forschungsinstituts für Jagd und Tierzucht, Kirov. — 1976. — **26**. — S. 54–86. — Russian : *Монахов Г. И.* Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР // Труды ВНИИОЗ.

Monakhov G. I., Kriutchkov V. S., Monakhov V. G., Schurigin V. V. Ergebnisse der Introduktion von ostsibirischen Zobeln in Jenissejsibirien und Flußbecken des Vassjugan // Gewerbetheriologie. — Moskau : Nauka, 1982. — S. 136–148. — Russian : *Монахов Г. И., Крючков В. С., Монахов В. Г., Шурыгин В. В.* Результаты интродукции восточносибирских соболей в Енисейской Сибири и бассейне р. Васюган // Промысловая териология.

Monakhov V. G. Zobel von Ural, Flußbecken von Ob und Jenissei-Sibirien: Ergebnisse der Reakklimatisation. — Jekaterinburg : BKI Verl., 1995. — 154 S. — Russian : *Монахов В. Г.* Соболь Урала, Приобья и Енисейской Сибири: результаты реакклиматизации.

Monakhov V. G. Population analysis of sables in the Ural-Ob Region of the species range // Russian J. Ecology. — 2000. — **31**, N 6. — P. 422–428.

Monakhov V. G. Phenetic analysis of aboriginal and introduced populations of sable (Martes zibellina) in Russia // Russian J. Genetics. — 2001. — **37**, N 9. — P. 1074–1081.

Monakhov V. G., Ranyuk M. N. Anwendung der nonmetrischen Merkmale des Schädels für das ökologischen Monitoring der Zobelpopulation // Gegenwärtige Probleme der Naturnutzung, des Jagd- und tierwesens. — Kirov : VNIIOZ, 2002. — S. 309–311. — Russian : *Монахов В. Г., Ранюк М. Н.* Использование неметрических признаков черепа для экологического мониторинга популяций соболя // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства.

Monakhov V. G., Truschin S. P. Perspektiven der Anwendung des populationsphenetischen Herangehens an die Untersuchungen der Zobelbewohner von Ural und Flußbecken von Ob // Ökologie und rationelle Naturnutzung an der Wende der Jahrhunderte: Ergebnisse und Perspektiven. 1. — Tomsk : Universität Verlag, 2000. — S. 142–144. — Russian : *Монахов В. Г., Трушин С. П.* Перспективы применения популяционно-фенетического подхода к исследованиям населения соболя Урала и Приобья // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков: итоги и перспективы.

Nozdratchev A. D. Katzenanatomie. — Leningrad : Nauka, 1973. — 248 S. — Russian : *Ноздрачев А. Д.* Анатомия кошки.

Pawlinin W. N. Tobolsker Zobel. — Swerdlowsk : UFAN der UdSSR. — 1963. — 112 S. — Russian : *Павлинин В. Н.* Тобольский соболь.

Populationsphenetik. — Moskau : Nauka, 1997. — 256 p.

Ranyuk M. N., Monakhov V. G. Anwendung der epigenetischen Merkmale des Schädels bei der Untersuchung der geographischen Zobelveranderlichkeit // Ökologie–2003. — Archangelsk : Ural div. of RAS, 2003. —

S. 201–202. — Russian : *Ранюк М. Н., Монахов В. Г.* Использование эпигенетических признаков черепа при изучении географической изменчивости соболя // Экология–2003.

Vasiliev A. G. Erfahrung in der ökologisch-phenetischen Analyse des Differentionsgrades der Populationsgruppierungen mit unterschiedlichem Grad der Raumisolation // Populationsphenetik. — Moskau : Nauka, 1982. — S. 15–24. — Russian : *Васильев А. Г.* Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций.

Vasiliev A. G.. Epigenetic patterns of phenetics: on the path to populational meronomy. Yekaterinburg: Akademkniga Publ., 2005. — 640 p. — Russian : *Васильев А. Г.* Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии.

Vasiliev A. G., Bolshakov V. N., Malafeev Yu. M., Valyaeva E. A. Evolutionary-Ecological Processes in Ondatra zibethicus L. Populations during Acclimatization to Northern Conditions // Russian : J. Ecology. — 1999. — **31**, N 6. — S. 399–406.

Yablokov A. V. Populationsbiologie. — Moskau : Visschaja Schkola, 1987. — 232 S. — Russian : *Яблоков А. В.* Популяционная биология.

Yablokov A. V. LarinaN. I. Introduction in population phenetics: the new method to investigation of natural populations. — Moscow : Vishaja Shkola, 1985. 159 p. — Russian : *Яблоков А. В., Ларина Н. И.* Введение в популяционную фенетику: новый метод исследования природных популяций.

Zakharov V. M. Phenogenetischer Aspekt der Untersuchungen der Naturpopulationen // Populationsphenetik. Russian : Moskau : Nauka, 1982. — S. 45–55. — Russian : *Захаров В. М.* Феногенетический аспект исследования природных популяций // Фенетика популяций.

Zakharov V. M. Assimmetrie der Tiere. — Moskau : Nauka, 1987. — 216 S. — Russian : *Захаров В. М.* Асимметрия животных.

Zakharov V. M., Valetsky A. V., Yablokov A. V. Dynamics of developmental stability of seals and pollution in the Baltic Sea // Acta theriologica. Suppl. — 1997. — N 4. — P. 9–16.